

# Vergleichende Anatomie heute – Aufgaben, Ergebnisse, Ziele<sup>1</sup>

Von D. STARCK und H. FRICK

*Eingang des Ms. 1. 8. 1984<sup>2</sup>*

## Abstract

### *Comparative anatomy today – function, results, and goals*

Mission of the comparative anatomy was and still is the inquiry of the variety of the organismic body. Comparative anatomical investigation, however, nowadays is not only restrained to the collecting, classifying, and describing of facts. This domain of scientific research also analyses the mutual relations existing between form and function, interpreting the shape of the organism in toto and the proportions of its components as a unique system of construction. Additionally, comparative anatomy has as its aim to furnish contributions to the establishment, the support, and the expansion of the evolutionary theory.

A nearly complete dissection between anatomy and physiology was suspected during the twentieth, even a recidivism into a typological way of thinking was impending. Comparative anatomy, however, achieved in the meanwhile new stages of realization by an intimate involvement as well as various interactions with other branches of biology, especially paying regard to function, behaviour and adaptation.

Three extraordinary observations of paleontological research contributed among other things to the new orientation of morphology as evolutionary biology:

1. the interpretation of the phylogenesis of supporting tissue
2. the phylogenetical descent of the mammals from reptiles originating from the subclass of the Synapsida
3. the verification of the REICHERT-GAUPP theory concerning the evolution of the mammalian jaw articulation by the proof of intermediate stages.

The craniology documents impressively major advances in the comparative anatomy of the recent mammals. The morphology of the mammalian cutaneous glandular organs additionally sets an example for the progress in comparative anatomical research.

Als der Wunsch an Herrn FRICK und mich herangetragen wurde, auf der Tagung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Göttingen ein Übersichtsreferat über Ergebnisse und Ziele der vergleichenden Anatomie zu erstatten, haben wir gerne zugesagt. Sehr rasch mußten wir allerdings einsehen, daß sich in einem Kurzvortrag diese weitgespannte Thematik auch nicht annähernd erschöpfend abhandeln läßt. Eine Auswahl war nötig. Deshalb beschränken wir uns auf das Interessensgebiet unserer Gesellschaft, auf die Säugetiere und die Säugetier-Ahnen.

Es erschien uns sinnvoll, jene Themenbereiche genauer darzustellen, die in den letzten fünf Jahrzehnten zu neuen Ergebnissen führten und wichtige Anstöße für die Zukunft versprechen. Auf theoretische Grundfragen – so interessant sie auch sind – kann nur in dem engen Rahmen eingegangen werden, der durch die Zusammenfassung von Fakten gezogen wird.

Wir bitten auch um Verständnis dafür, daß persönliche Erlebnisse und Vorstellungen die Auswahl mitbestimmen. Das Referat ist das Ergebnis einer engen Zusammenarbeit beider Autoren, die damit die in jahrzehntelanger Verbundenheit aus gemeinsamen Erfahrungen und Erkenntnissen entstandene Symbiose dokumentieren wollen.

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. sc. nat. Dr. med. h. c. WOLF HERRE zum 75. Geburtstag gewidmet.

<sup>2</sup> Das Manuskript bildete die Grundlage eines von D. STARCK auf der 58. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Göttingen am 25. 9. 1984 erstatteten Referats.

Aufgabe der vergleichenden Anatomie ist und bleibt die Erforschung der Mannigfaltigkeit der organismischen Formen. Sie bedarf einer induktiven Basis, kann sich aber nicht auf Sammeln, Ordnen und Beschreiben von Fakten beschränken. Vielmehr muß sie sich bemühen, die Gestalt des Organismus im ganzen und die Formverhältnisse seiner Teile als Konstruktionssystem zu verstehen und in ihren mannigfachen Wechselwirkungen aufzuklären.

Dazu bedarf es einer exakten Analyse der empirischen Befunde unter Berücksichtigung des Werdens in Onto- und Phylogenese und unter Einbeziehung von Funktion und Lebensäußerungen. Die Analyse muß also zu einer Synthese führen, die funktionell-morphologisch und evolutionsbiologisch orientiert ist.

Heutige Vorstellungen lassen sich nicht vollständig verstehen, wenn nicht die weit verzweigten Wurzeln ihres Zustandekommens aufgedeckt werden. Beobachten wir den Wandel der Anschauung, der sich in den vergangenen fünf Jahrzehnten vollzog, beispielhaft anhand eigener Erfahrung.

Ende der zwanziger Jahre wurde der Student der Biologie vielleicht durch die populäre Darstellung des Wirbeltierkörpers von HEMPELMANN (1913) angeregt, sich mit der vergleichenden Anatomie zu befassen. In der Universitätsbibliothek studierte er Schriften von ERNST HAECKEL und las DARWINS „Ursprung der Arten“. 1926 erschien von HANS BÖKER der Beitrag „Die Entstehung der Wirbeltiertypen und der Ursprung der Extremitäten“. Diese Arbeit – sicher keine empfehlenswerte Einführung für den Anfänger – kennzeichnet recht gut die Krisensituation, in der sich damals die vergleichende Anatomie befand, steht aber historisch gesehen für den Beginn des Suchens nach neuen Wegen.

Anfang der zwanziger Jahre hatte die vergleichende Anatomie in Deutschland, noch ganz unter dem Einfluß der GEGENBAUR-Schule, einen gewissen Abschluß gefunden. Genetik und Entwicklungsphysiologie erzielten ihre großen Erfolge und standen im Vordergrund des Interesses. Es sei daran erinnert, daß in der Vor-DARWIN-Ära die vergleichende Anatomie durch zwei divergierende Richtungen gekennzeichnet ist. VICQ D'AZYR und CUVIER hatten bei allen Überlegungen stets die enge Verbindung von Morphologie und Physiologie im Auge behalten. Das Gedankengebäude, das GOETHE und GEOFFROY errichteten, basierte dagegen auf einem „Urmodell“, einem generellen Typus, dessen Spuren überall nachweisbar seien, und hatte keinen Raum für funktionelle und konstruktive Beziehungen. Die Anerkennung des Evolutionsgedankens führte dazu, daß die Morphologen, vor allem die GEGENBAUR-Schule, die Idee der Phylogenese akzeptierten, ohne allerdings DARWINS Deutung der Evolutionsfaktoren und seine Denkweise konsequent an ihren Objekten zu überprüfen. Als zwangsläufige Folge kam es zu einer vollständigen Trennung der Morphologie von der Physiologie, und bei den Epigonen erfolgte schließlich ein fataler Rückfall in typologisches Denken, basierend auf der platonischen Ideenlehre.

## KNOCHENENTWICKLUNG

CHARAKTERISTIKUM  
DER OSTEOGENESE

MODUS DER HISTOGENESE

STAMMESGESCHICHTLICH-  
MORPHOLOGISCHE WERTUNG

BIOMINERALISATION VON  
BINDEGEWEBE (MESENCHYM)

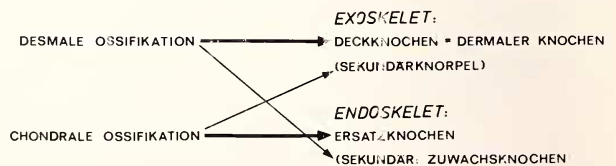


Abb.1. Stammesgeschichtlich – morphologische Bewertung von Skeletelementen

Noch 1931 begrüßte W. LUBOSCH „die Befreiung der Morphologie von der Physiologie durch GOETHE und GEOFFROY“ und forderte für alle Zeiten die strenge Scheidung beider Disziplinen.

Zur Entfremdung zwischen beiden Schwesterfächern trug zusätzlich die rapide Entwicklung der Physik und der Technik im 19. Jahrhundert bei, die experimentelle Methoden in der Physiologie begünstigte, gleichzeitig aber auch einem gewissen Reduktionismus den Weg bereitete. Der Organismus in seinen natürlichen Lebensbedingungen wurde gelegentlich aus dem Blickfeld verloren.

Wissenschaft verläuft nie linear, sondern bietet das Bild eines komplexen Netzwerkes mit mannigfachen Verflechtungen und vielfältigen Wechselwirkungen. Es wäre ungerecht, nicht zu erwähnen, daß bereits zwischen 1880 und 1920 zahlreiche Entwicklungstendenzen aufkeimten, von denen in der Folge fruchtbare Wege in Neuland ausgingen.

Der Umbruch in den theoretischen Grundlagen und das Heraufkommen des Neuen erfolgte in der Morphologie, entgegen der Hypothese von THOMAS KUHN (1977), keineswegs in einem einzigen revolutionären Schritt (s. hierzu H. A. STAAB 1983). Zahlreiche Autoren hatten zwischen 1860 und 1920 die neue Denkweise vorbereitet (ABEL 1912; BERGMANN und LEUCKART 1855; DOLLO 1909; FÜRBRINGER 1888; GAUPP 1913; VERSLUYS 1912). Ihre Arbeiten belegen den kontinuierlichen Übergang zu neuen Stufen der Erkenntnis. Richtungweisend war vor allem HERMANN BRAUS (1920), der – zunächst nur für die Humananatomie – einen neuen Weg einschlug, indem er bewußt die Synthese von Formenlehre und Funktionslehre anstrebte.

Gegen Ende dieser Periode unternahm BÖKER (1935, 1937) den Versuch, mit seiner „Vergleichend-biologischen Anatomie der Wirbeltiere“ der Morphologie neue Wege zu weisen. Leider blieb sein Buch unvollendet und das angestrebte Ziel wurde nicht erreicht. BÖKER geht von der Beobachtung des lebenden Tieres in seiner natürlichen Umwelt aus und bezieht bereits Verhaltensweisen und Anpassungen in die Betrachtung ein. Dabei spielt der Vergleich mit analogen Erscheinungen, auch bei nicht verwandten Arten, eine große Rolle. Die Methode knüpft an Überlegungen von BERGMANN und LEUCKART, DOLLO und ABEL an. So hat BÖKER eine Fülle wertvoller Beobachtungen zusammengetragen, vor allem zur biologischen Anatomie der Lokomotions- und der Ernährungsorgane. Wenn nach seinem frühen Tod dieser Denkrichtung nicht der erstrebte Durchbruch gelang, so dürften daran die Belastung durch allzu üppige, nicht haltbare Hypothesen und die typologische Betrachtungsweise die Schuld tragen. BÖKER vertrat einen extrem lamarckistischen Standpunkt. Gestaltwandel und Umkonstruktion sollten durch aktive Reaktion des Organismus ausgelöst werden. Die Bedeutung der Selektion wird von ihm nicht erkannt. Das nicht erklärte Schlagwort „Ganzheit“ im Sinne des frühen Holismus (SMUTS 1926; MEYER-ABICH 1934) ersetzt die wissenschaftliche Interpretation. Dennoch finden sich in BÖKERS Arbeiten weiterführende Ansätze, die u. a. völlig veränderte Grundlagen für einen neuen, naturwissenschaftlichen Ganzheitsbegriff lieferten.

Betrachten wir nunmehr den Einfluß, den die Palaeontologie in den vergangenen 50 Jahren auf die vergleichende Anatomie ausgeübt hat. Wenn diese es mit der evolutionsbiologischen Orientierung Ernst nimmt, muß sie die palaeontologischen Befunde voll berücksichtigen. Aus der Fülle der Ergebnisse palaeontologischer Forschung in dem zur Diskussion stehenden Zeitraum seien drei herausragende Erkenntnisse vorgestellt:

1. Die Phylogenese der Stützgewebe wurde aufgeklärt. Das Studium der Histogenese hatte gezeigt, daß Knochen unmittelbar im Bindegewebe gebildet werden oder durch Ersatz eines knorpelig vorgebildeten Skeletelementes durch Knorpelgewebe entstehen kann. Im Hinblick auf die Ablösung knorpeliger durch knöcherner Elemente während der Embryonalentwicklung und aus der Tatsache, daß die rezenten Knorpelfische, die Haie, Rochen und Chimären, ein rein knorpeliges Skelet besitzen, hatte man geschlossen, daß das Knorpelgewebe stammesgeschichtlich alt sei und dem Knorpelgewebe zeitlich vorausgehe. Die Funde von fossilen Agnatha und Altfischen verschiedener Gruppen

erbrachten den Nachweis, daß Knochengewebe in mannigfacher struktureller Ausformung sehr früh auftritt und zeitgleich mit dem Knorpelgewebe oder sogar früher als dieses vorkommt. Die Gewebsstruktur der Hartsubstanzen erwies sich vielfach als anpassungsbedingt.

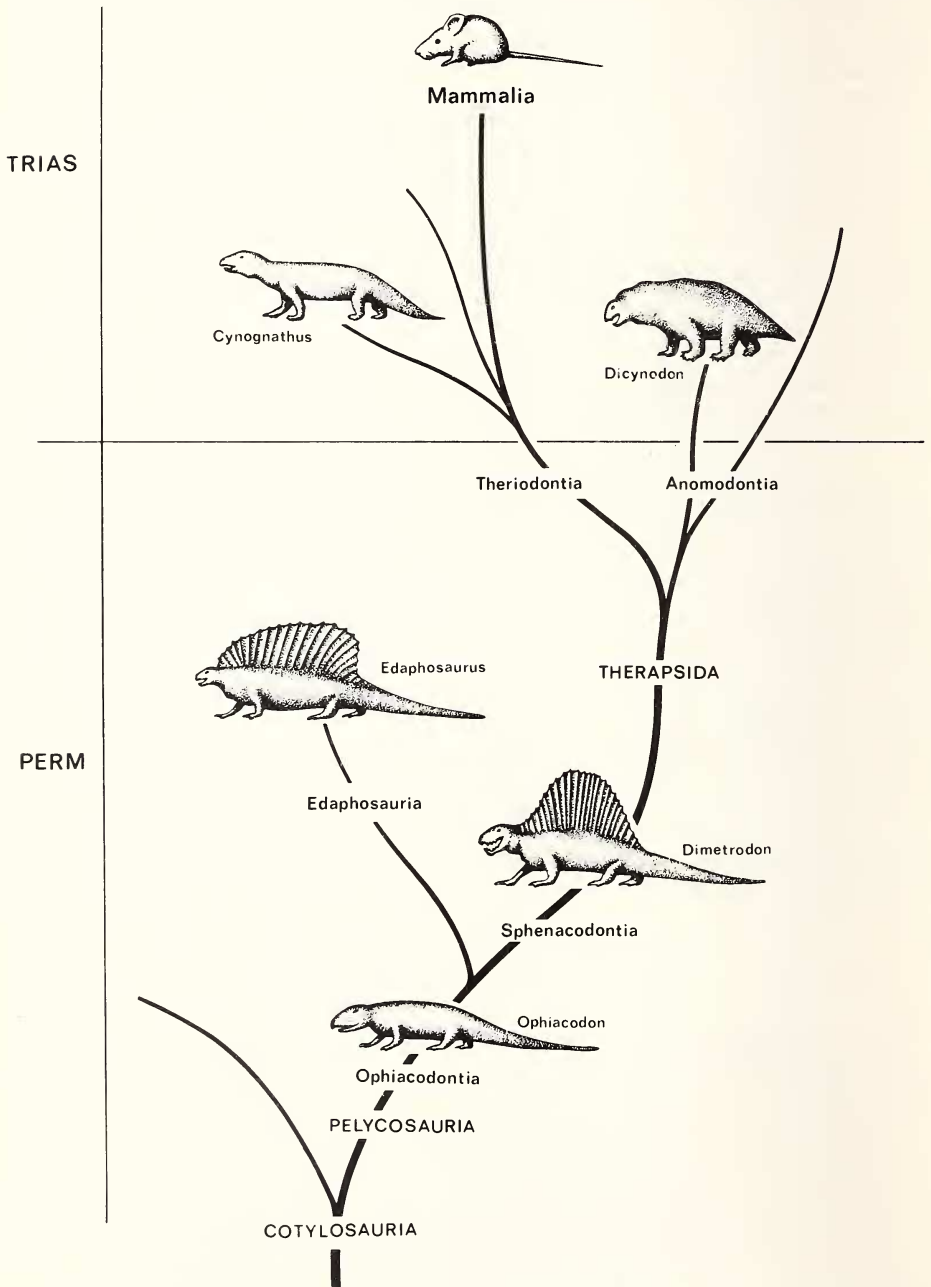


Abb. 2. Stammeslinie von den säugetierähnlichen Reptilien zu den Säugetieren. (Nach STARCK)

Es zeigte sich, daß eine Gliederung rein nach histogenetischen Kriterien in *nicht* knorpelig präformierte und in knorpelig vorgebildete Skeletteile (desmale und chondrale Ossifikation) nicht ausreicht, um eine morphologische Wertung der Skelettelemente durchzuführen. Sie wird jedoch möglich, wenn man als stammesgeschichtliche Differenzierungen das Haut- oder Exoskelet dem Innen- oder Endoskelet gegenüberstellt (Abb. 1). Wir bezeichnen heute Derivate des Exoskeletes als Deckknochen, Abkömmlinge des Endoskeletes als Ersatzknochen, unabhängig von dem histogenetischen Prozeß, durch den der betreffende Knochen in der Ontogenese entsteht.

2. Die phylogenetische Ableitung der Säugetiere von Reptilien aus der Synapsiden-

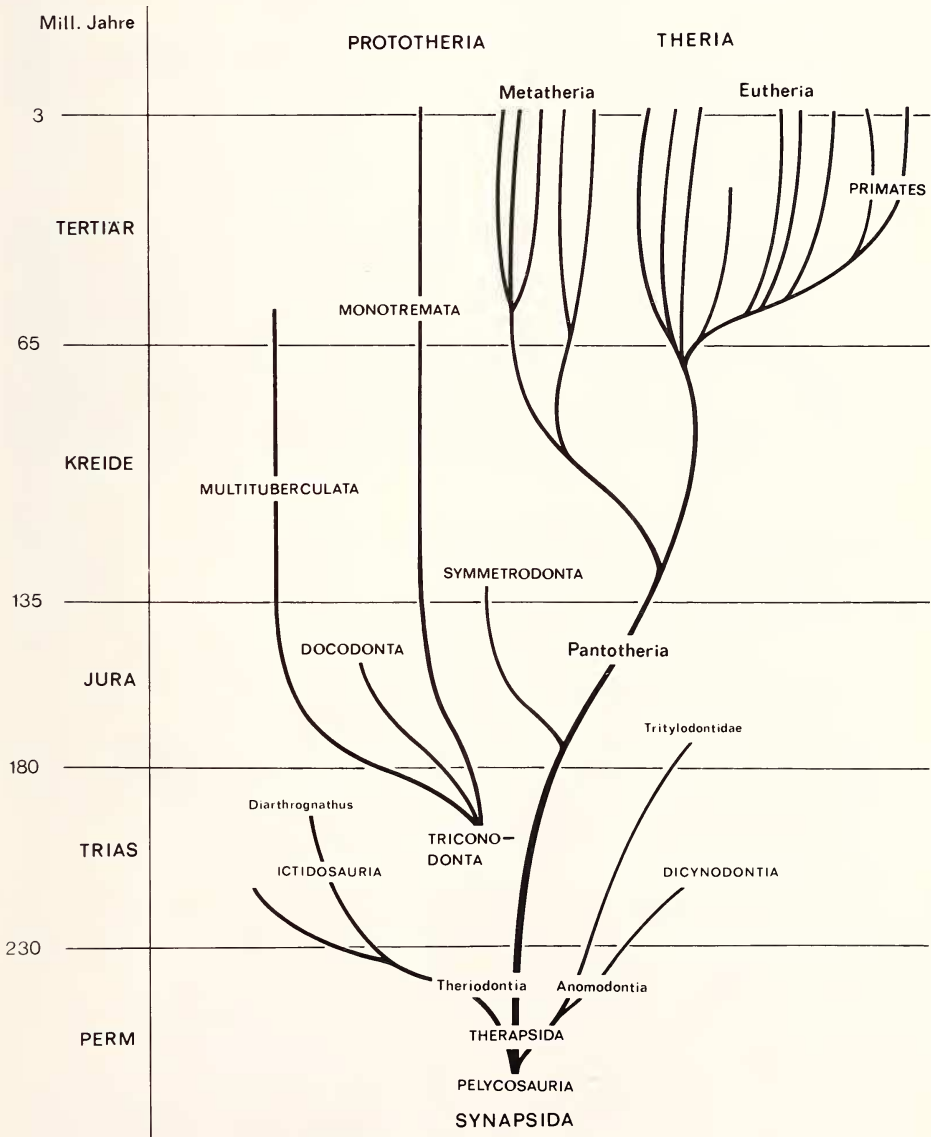


Abb. 3. Stammbaum der Säugetiere. (Nach STARCK)

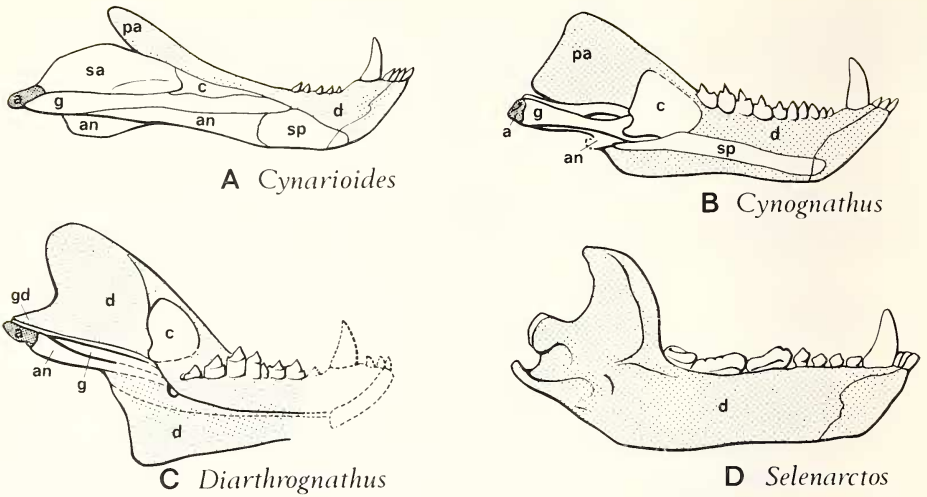


Abb. 4. Unterkiefer säugetierähnlicher Reptilien und eines Säugetiers. Medialansicht der linken Seite. Die abgebildeten Entwicklungsstufen (A: primitiver Therapsid, B: evolvierter Vertreter der Therapsiden, C: Ictidosaurier mit primärem und sekundärem Kiefergelenk, D: rezenter Säuger) stellen keine phylogenetische Reihe dar, dokumentieren jedoch die stammesgeschichtliche Vergrößerung des Dentale zur Mandibula bei gleichzeitiger Reduktion der übrigen Deckknochen des Reptilienunterkiefers. Bei *Diarthrognathus* ist mit dem sekundären Kiefergelenk bereits ein Schlüsselmerkmal der

Mammalia ausgebildet (A, B nach ROMER, C nach CROMPTON, D nach FRICK und STARCK). Abk. für die Abb. 4-9: a = Articulare = Malleus; an = Angulare; c = Coronoid; d = Dentale = Mandibula der Säugetiere; ep = Epipterygoid; fj = Foramen jugulare; g = Goniale = Praearticulare; gd = Gelenkfortsatz des Dentale; pa = Proc. ascendens; q = Quadratum = Incus; re = „reptilische“ Elemente; sa = Supraangulare; sp = Spleniale; sq = Squamosum; st = Stapes

Stammreihe über Pelycosauria wurde gesichert. Die Amphibien-Theorie erwies sich als nicht haltbar (Abb. 2, 3).

- Die sowohl durch embryologische als auch vergleichend anatomische Befunde gut begründete Theorie von der Entstehung des sekundären, squamosodontalen Kiefergelenks und die Herkunft der drei Gehörknöchelchen bei Säugern (REICHERT-GAUPPSCHEN Theorie) fand ihre glänzende Bestätigung (Abb. 4-8). Der Nachweis von Zwischenstufen bei *Diarthrognathus* (CROMPTON 1958) und *Probainognathus* (ROMER 1969) brachte eine späte, aber eindrucksvolle Verifizierung einer alten Voraussage (Zusammenfassung s. FRICK 1983). Neuerlicher Kritik an der REICHERT-GAUPPSCHEN Theorie mangelt es dagegen an überzeugenden Argumenten und beweiskräftigen Befunden. Nur wenn man – wie OTTO (1984) – gezielt spärliche Detailangaben zugunsten einer vorgefaßten Meinung deutet und die Fülle diesbezüglicher Erkenntnisse der vergleichenden Anatomie und der Embryologie verdrängt, kann man Hammer und Amboß aus der Extracolumella

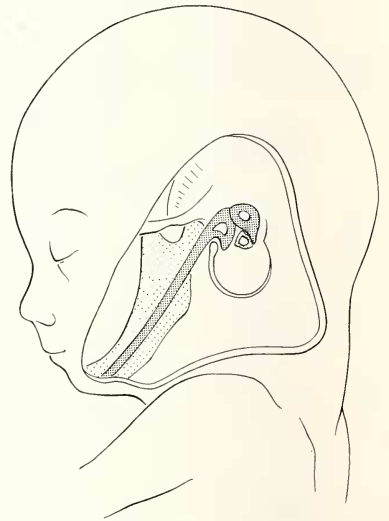


Abb. 5. Primäres und sekundäres Kiefergelenk bei einem menschlichen Embryo von 62 mm SSL in der Ansicht von links. (Nach FRICK und STARCK)

ableiten und den Discus articularis des sekundären Kiefergelenks aus dem Quadratum, den Gelenkfortsatz der Mandibula aus dem Articulare hervorgehen lassen.

Aus der großen Zahl wichtiger palaeontologischer Funde von Säugetieren seien erwähnt der Nachweis von Deckknochen (Coronoid, Angulare) am Unterkiefer mesozoischer Säuger (Docodonta, Pantotheria) durch KREBS (1969, Abb. 9) und die musterhafte Bearbeitung kretazischer Säuger aus der Mongolei durch KIELAN-JAWOROWSKA (seit 1970). Hierbei ist die Beschreibung ganzer Schädel von Multituberculata und der Nachweis von „Beutelknochen“ bei der gleichen Gruppe hervorzuheben.

Aus den spektakulären Funden in der Grube Messel bei Darmstadt (Eozän) seien der Erstnachweis eines Myrmecophagiden aus der alten Welt, das Vorkommen eines Schuppentieres (STORCH 1981) sowie die Dokumentation mehrerer Insectivoren angeführt. Die bedeutende Vermehrung unserer Kenntnisse über fossile Primaten, darunter die Australopithecinen (DART seit 1925), ist so bekannt, daß wir auf eine ausführliche Besprechung verzichten können.

Fortschritte in der vergleichenden Anatomie der rezenten Säugetiere können im Rahmen dieses Referates nur an wenigen Beispielen vorgestellt werden.

In der Craniologie, die bereits im 19. Jahrhundert ein hohes Niveau erreicht hatte (GAUPP), wurden neue Erkenntnisse von grundsätzlicher Bedeutung gewonnen. Als wichtiger Weg zum Verständnis des Schädelbaues hatte sich die Untersuchung der Embryonalentwicklung des Craniums erwiesen. Der Schwerpunkt der Forschung lag zunächst auf der Erfassung der Mannigfaltigkeit der Formen. Sie ist in erster Linie Homologieforschung und wurzelt letzten Endes in typologischer Denkweise. Unter dem Einfluß von HAECKELS „Biogenetischer Regel“ trat mehr und mehr das Bestreben hervor, aus dem Studium der Craniogenese Aufschlüsse für phylogenetische Zusammenhänge zu gewinnen. Die Einführung plastischer Rekonstruktionsverfahren (ab 1870) und deren Vervollkommnung war ein wesentlicher methodischer Fortschritt, der es erlaubte, die Formverhältnisse bis in subtile Einzelheiten exakt zu erfassen und die Beziehungen der Skeletteile zu Nachbarbildungen, vor allem Gefäßen und Nerven, zu analysieren. Inzwischen hatte J. SCHAFFER (1930) nachgewiesen, daß die Verschiedenheiten der Skeletgewebe Ausdruck funktioneller Sonderbedingungen sind, und damit gezeigt, daß sich diese Strukturen als Konstruktionselemente einer Gesamtorganisation funktionell deuten lassen. Danach spielt die mechanisch-funktionelle Beanspruchung als formbildender Faktor neben den genetischen Einflüssen die ausschlaggebende Rolle.

Beispiele für das Wirken funktioneller Faktoren in der Craniogenese sind die Sekundärknorpel, die ohne Zusammenhang mit dem vom Bauplan geprägten Chondrocranium an Stellen hydrostatischen Druckes auftreten können, also letzten Endes als entwicklungsgeichtlich bedingte Korrekturen des genetischen Programms anzusprechen sind.

Gehirn, Auge, Nase und Labyrinthorgan werden früh embryonal angelegt und zeigen

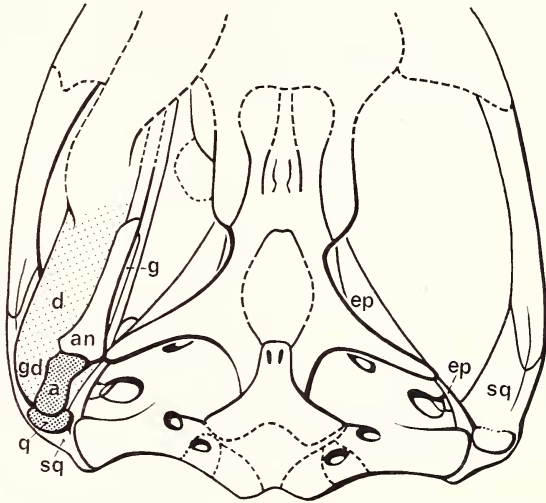


Abb. 6. *Diarthrognathus broomi*. Hinterer Schädelabschnitt in der Ansicht von basal (nur rechter Unterkiefer eingezeichnet). Abk. s. Abb. 4. (Nach CROMPTON).

Bei *Diarthrognathus* und *Probainognathus* (Abb. 7 u. 8) ist lateral vom primären das sekundäre Kiefergelenk ausgebildet

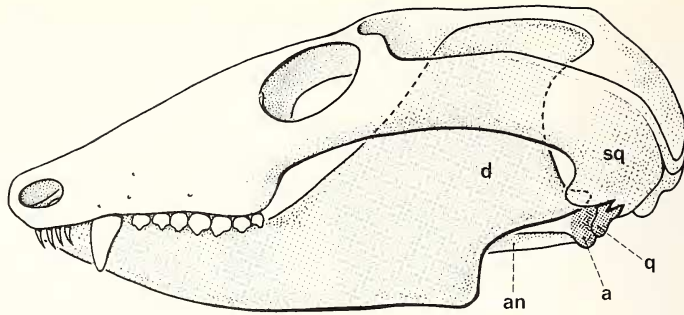


Abb. 7. *Probainognathus*. Schädel mit Unterkiefer in der Ansicht von links. Abk. s. Abb. 4. (Nach ROMER)

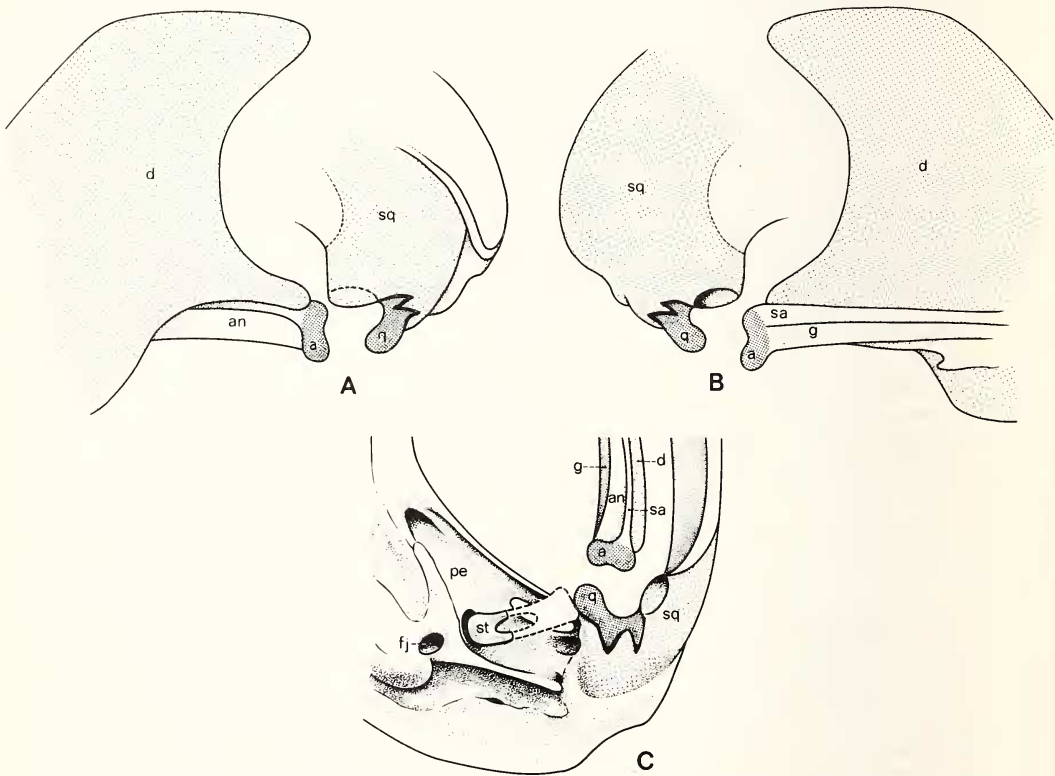


Abb. 8. *Probainognathus*. Linke Kiefer- und Ohrregion (Unterkiefer abgerückt) in der Ansicht A von lateral, B von medial, C von basal. Abk. s. Abb. 4. (Nach ROMER)

bereits eine erhebliche Massenentfaltung, wenn die ersten Skeletstrukturen erscheinen. Diese haben sich den gegebenen Raumbedingungen und Massenentfaltungen einzufügen. Damit kommen neue mechanische Beanspruchungen ins Spiel, denen Rechnung getragen werden muß. W. MAIER (1984) hat Bildung und Umbau der Interorbitalregion sowie der hinteren Nasenkapsel bei der Umkonstruktion vom Reptil- zum Säugerschädel und weiterhin bei der sekundären Reduktion der Ethmoturbinalregion bei Primaten analysiert.



Er zeigte, daß nach Schwund des Chondrocraniums und Auftreten eines großen septalen Fensters eine neue Abstützung des Kiefer-Gaumenskeletes gegen das Schädeldach notwendig wird und wie Elemente verschiedener Herkunft zu ihrer Bildung beitragen.

Der unter Funktionszwängen in der Stammesgeschichte mögliche Aufbau neuer Konstruktionen aus alten Bauteilen differenter Herkunft, deren Funktion sich wandelt, sei an einem weiteren Beispiel aus der Phylogenese der Mammalia erläutert.

Die enorme Vergrößerung des Endhirns bei Säugetieren bedingt den Aufbau einer neuen, sekundären Schädelseitenwand. Hierbei wird extracranialer Raum dem Hirncavum zugeschlagen. Die neue Seitenwand entsteht bei Eutheria durch die Einbeziehung eines ursprünglich visceralen Elementes in die Wand des Neurocraniums, des Alisphenoids (Ala temporalis, Epipterygoid). Seit langem ist bekannt, daß die Prototheria zwar auch eine sekundäre Schädelseitenwand besitzen, diese aber nicht vom Alisphenoid gebildet wird. Erst die Untersuchungen von VANDEBROEK (1969) an *Ornithorhynchus* und von KUHN (1971) an *Tachyglossus* haben den Nachweis erbracht, daß die Lücke in der Schädelseitenwand bei Prototheria durch Zuwachsknochen von der Ohrkapsel aus und durch Neubildung von Knochen in der Lamina obturans zustandekommt (Abb. 10, 11).

Die Ursache dürfte in einer von den Eutheria abweichenden Topographie des Gehirns und des Alisphenoids bei differenter genetischer Ausgangssituation liegen. Bemerkenswert ist, daß bei mesozoischen Säugern (Triconodonta-Docodonta, Multituberculata) der Aufbau der Schädelseitenwand ein den Monotremen vergleichbares Muster zeigt (KERMACK 1971).

Lassen Sie uns abschließend noch auf ein anderes Beispiel kurz hinweisen, das in engem Zusammenhang mit dem Hauptthema unserer Tagung steht, die vergleichende Anatomie der Hautdrüsenorgane bei den Säugetieren. Die Mammalia sind durch den Besitz mannigfaltiger und komplexer Hautdrüsen ausgezeichnet. Die Ausbildung eines Mammarapparates ist in diesem Zusammenhang ein Sonderfall.

Das Integument der Säugetiere ist sehr reich mit Drüsen ausgestattet. Die große Mannigfaltigkeit dieser Drüsenorgane nach Struktur und Funktion wurde erst relativ spät erkannt (BRINKMANN 1911; SCHAFFER 1940), da sich die Forschung lange Zeit auf die Histologie menschlicher Hautdrüsen beschränkte. Fassen wir den Stand der Kenntnisse kurz zusammen:

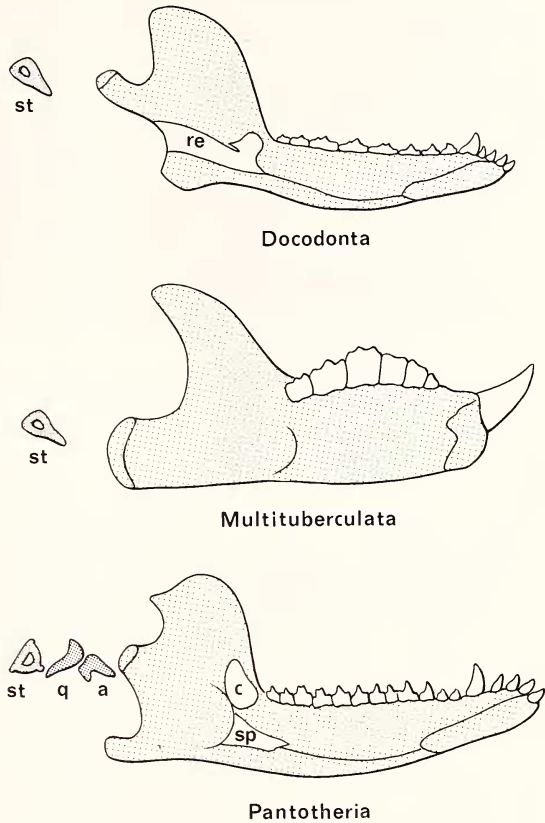


Abb. 9. Unterkiefer mesozoischer Säugetiere. Medialansicht der linken Seite. Außer dem vergrößerten Dentale (locker punktiert) sind die „reptilischen“ Deckknochen des Unterkiefers (weiß) reduziert. Die (vermuteten) Gehörknöchelchen (a, q, st) wurden hinzugefügt. (Nach KREBS)

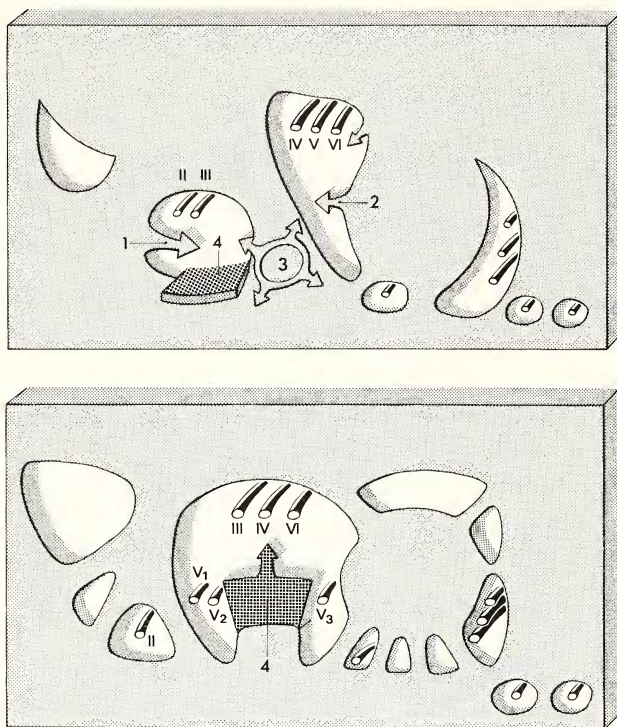


Abb. 10. Aufbau der sekundären Schädelseitenwand. Bei Prototheria (oben) wird die Lücke in der Orbitotemporalregion durch Zuwachsknochen vom Orbitosphenoid (1) und vom Perioticum (2) aus und durch Knochenbildung in der Lamina obturans (3) geschlossen, bei Eutheria (unten) erfolgt der Abschluß der Schädelseitenwand durch Einbeziehung des Alisphenoids (4). (Schematische Darstellung nach STARCK)

1. Voraussetzung für die Ausbildung zahlreicher und mannigfaltiger Drüsenorgane in der Säugerhaut ist die entsprechende Struktur der Epidermis. Sie ist mäßig verhornt, verschieblich und faltbar.
2. Ein großer Teil der Hautdrüsen ist onto- und phylogenetisch sowie funktionell an Haaranlagen gebunden.
3. Die in der Human-Histologie übliche Unterscheidung nach äußerer Form und Sekretionsmodus, korrekt nach dem Ausstoßungsmodus des Sekrets, reicht nicht aus, um die Mannigfaltigkeit zu erfassen. SCHAFFERS Unterscheidung mono- und polyptycher Drüsen bietet eine solidere Grundlage für eine Einteilung. Es sei aber betont, daß auch ganz abweichend gebaute Drüsentypen vorkommen. Hingewiesen sei

hier nur auf die eingesenkten Flächendrüsen (Analdrüsen, Armtaschen von *Saccoteryx*).

4. Phylogenetisch dürften die polyptychen Drüsen im wesentlichen den Schenkelporen der Lacertilia verwandt sein. Unter den monoptychen Drüsen sind die durch Besitz von Myoepithelien und „apokrine“ Sekretaustoßung gekennzeichneten tubulösen Duftdrüsen älter als die echten ekkrinen Schweißdrüsen, ein Neuerwerb der Hominoidea.
5. Hautdrüsen sind ein wichtiges Element in vielen recht verschiedenen Funktionssystemen, in der Hautpflege, als olfaktorische Signalgeber, im Ausdrucksverhalten, im Territorial-, Sozial- und Sexualverhalten (SCHULTZE-WESTRUM 1965; SEBEOK 1977; MYCYTOWICZ 1972). Die große Bedeutung für die intraspezifische Kommunikation hat SCHULTZE-WESTRUM an *Petaurus* nachgewiesen. Schließlich sind die ekkrinen Schweißdrüsen als Effektoren bei der Temperaturregulation zu nennen.
6. Die Rolle von Duftsekreten, die auf Distanz wirken, ist sehr eng an das Orientierungsverhalten bei nokturner Lebensweise gebunden, wie sie für basale Säuger anzunehmen ist.
7. Das häufige Auftreten von Pigmentbildung in Hautdrüsen (Antorbitaldrüsen vieler Antilopen, Genitaldrüsen von *Pelea*, Scrotaldrüsen von *Cebuella*) ist derzeit noch nicht interpretierbar.

Die Zusammenstellung unterstreicht die besondere Bedeutung olfaktorischer Signale und

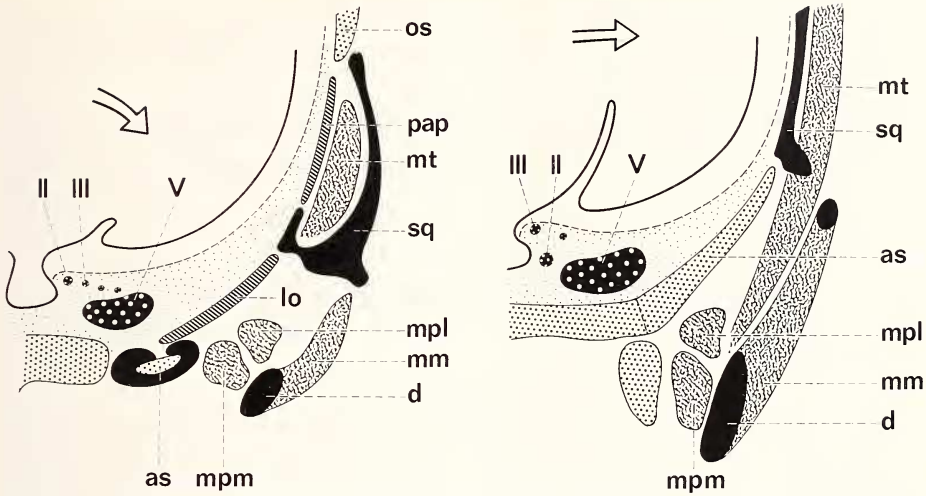


Abb. 11. Aufbau der sekundären Schädelseitenwand bei Prototheria (*Tachyglossus*) (links) und Eutheria (rechts). (Halbschematische Schnittbilder nach STARCK). Abk.: as = Alisphenoid (Ala temporalis); d = Dentale; lo = Lamina obturans; mm = M. masseter; mpl = M. pterygoideus lateralis; mpm = M. pterygoideus medialis; mt = M. temporalis; os = Orbitosphenoid; pap = Proc. anterior des Perioticum; Sq = Sqamosum; II, III, V = Hirnnerven; → = Ausdehnungsrichtung des Gehirns

die Dominanz des Geruchssinnes in der frühen Phylogenese der Säugetiere. In diesem Zusammenhang verdient die Tatsache Beachtung, daß ein sehr wesentlicher Neuerwerb der Säugetiere der Ausbau der hinteren Nasenregion mit dem Recessus ethmoturbinalis und die progressive Gestaltung des Riechhirns ist. Parallel geht eine gewisse Reduktion des optischen Systems bis zur Microphthalmie bei nokturner Lebensweise. Diese erfordert gleichzeitig eine Intensivierung der Stoffwechselprozesse, ein wesentlicher Schritt bei der Säugetierwerdung, die ihrerseits Anpassungen der Ernährungsorgane an proteinreiche, also carnivor-insektivore Nahrung voraussetzt.

Aufgaben und Ergebnisse der vergleichenden Anatomie ließen sich in der gedrängten Übersicht nur beispielhaft darstellen. Deutlich werden sollte, wie die vergleichende Anatomie heute Verschränkungen, Vernetzungen und Wechselwirkungen der verschiedenen Funktionssysteme auf differenten Ebenen erkennt und sich um deren Erforschung bemüht. Sie gewinnt so einen ganzheitlichen Aspekt, der nicht ein Erklärungsprinzip metaphysischen Charakters vorwegnimmt, sondern von der empirischen Forschung schrittweise zur Theorie überleitet.

In diesem Jahrhundert hat sich die vergleichende Anatomie, aus den verschiedensten Quellen schöpfend, über windungsreiche Haupt- und mannigfaltige Nebenwege voranschreitend, von der Typologie zur Evolutionsmorphologie entwickelt. Die übergeordnete Theorie, der diese Teildisziplin der Biologie nunmehr dient, ist die Evolutionstheorie. Ihre Aufgaben gehen über die Formbeschreibung der Organismen hinaus. Die vergleichende Anatomie heute analysiert die wechselseitigen Bedingtheiten von Form und Funktion, sie interpretiert die Gestalt des Organismus und die Formverhältnisse seiner Teile als Konstruktionssystem. Ihre zusätzlichen Ziele sieht sie in Beiträgen zur Begründung, zur Stützung und zum Ausbau der Evolutionstheorie.

#### Literatur

- ABEL, O. (1912): Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart: Schweizerbart.  
 BERGMANN, C.; LEUCKART, R. (1855): Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs. Stuttgart: J. B. Müller.

- BÖKER, H. (1926): Die Entstehung der Wirbeltiertypen und der Ursprung der Extremitäten. Z. Morphol. Anthropol. 28, 1–58.
- (1935, 1937): Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1 u. 2. Jena: G. Fischer.
- BRAUS, H. (1921): Anatomie des Menschen. Bd. 1. Berlin: Springer.
- BRINKMANN, A. (1911): Die Hautdrüsen der Säugetiere (Bau und Sekretionsverhältnisse). Ergeb. Anat. 20, 1173–1231.
- CROMPTON, A. W. (1958): The cranial morphology of a new genus and species of Ictidosaurian. Proc. Zool. Soc. London 130, 183–216.
- DOLLO, L. (1909): La Paléontologie éthologique. Bull. Soc. Belge Géol. – Paléontol. – Hydrol. Bruxelles, Mem. 23.
- FRICK, H. (1983): Begrüßungs- und Eröffnungsansprache. Verh. Anat. Ges. 77, 15–26.
- FRICK, H.; STARCK, D. (1963): Vom Reptil- zum Säugerschädel. Z. Säugetierkunde 28, 321–341.
- GAUPP, E. (1913): Die Reichertsche Theorie. Arch. Anat. Physiol. Suppl. 1912, 1–416.
- FÜRBRINGER, M. (1888): Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Bd. 1 u. 2. Amsterdam und Jena: G. Fischer.
- HALDANE, J. St. (1931): The philosophical basis of biology. London.
- HEMPELMANN, FR. (1913): Der Wirbeltierkörper. Leipzig: Reclam.
- KERMACK, D. M.; KERMACK, K. A., eds. (1971): Early Mammals. London: Acad. Press.
- KERMACK, K. A.; KIELAN-JAWOROWSKA, Z. (1971): Therian and nontherian Mammals. Zool. J. Linn. Soc. London 50, Suppl. 1, 103–115.
- KREBS, E. (1969): Nachweis eines rudimentären Coronoids im Unterkiefer der Pantotheria. Palaeont. Z. 43, 57–61.
- (1975): Zur frühen Geschichte der Säugetiere. Natur und Museum 105, 147–155.
- KUHN, H. J. (1971): Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Tachyglossus aculeatus*. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. 528, 1–224.
- KUHN, TH. (1977): Die Entstehung des Neuen. Studien zur Struktur der Wissenschaftsgeschichte. Frankfurt/M.: Suhrkamp.
- LUBOSCH, W. (1931): Geschichte der vergleichenden Anatomie. Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere. Hrsg. von L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS und W. LUBOSCH) 1, 3–76. Berlin: Urban u. Schwarzenberg.
- MAIER, W. (1984): Morphology of the interorbital region of *Saimiri sciureus*. Fol. Primatol. 41, 277–303.
- MEYER, A. (1934): Ideen und Ideale der biologischen Erkenntnis. Bios 1, Abh. z. theoret. Biol. Leipzig: J. A. Barth.
- MYCYTOWICZ, R. (1972): The behavioural role of the mammalian skin glands. Naturwiss. 55, 133–139.
- OTTO, H.-D. (1984): Der Irrtum der Reichert-Gauppschen Theorie. Ein Beitrag zur Onto- und Phylogenese des Kiefergelenks und der Gehörknöchelchen der Säugetiere. Anat. Anz. 155, 223–238.
- ROMER, A. S. (1969): Cynodont reptile with incipient Mammalian jaw-articulation. Science 166, 881–882.
- ROMER, A. S.; PARSONS, S. (1983): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Übers. u. bearb. von H. FRICK. 5. Aufl. Hamburg-Berlin: Paul Parey.
- SCHAFFER, J. (1930): Die Stützgewebe. Handb. d. mikrosk. Anatomie des Menschen Bd. 2, Teil 2, 1–390. Hrsg. von W. v. MÖLLENDORFF. Berlin: Springer.
- (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere. Berlin-Wien: Urban u. Schwarzenberg.
- SCHULTZE-WESTRUM, TH. (1965): Innerartliche Verständigung durch Düfte beim Gleitbeutler, *Petaurus breviceps papuanus* Thomas (Marsupialia, Phalangeridae). Z. vergl. Physiol. 50, 151–220.
- SEBEOK, T. A. (ed.) (1977): How animals communicate. Bloomington-London.
- SMUTS, J. C. (1926): Holism and evolution. New York. Deutsche Übersetzung 1936. Berlin: Minkowski.
- STAAB, H. A. (1983): Zwischen Hoffnung und Zweifel – zur Bewertung des wissenschaftlichen Fortschritts in unserer Zeit. Fortschrittsbericht aus Naturwissenschaft und Medizin. Verh. Ges. Deutscher Naturf. u. Ärzte 112. Vers. 25–40.
- STARCK, D. (1978, 79, 82): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Bd. 1–3. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.
- STORCH, G. (1981): *Evrotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der „Grube Messel“ bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra). Senckenbergiana lethaea 61, 247–289.
- VANDEBROEK, G. (1969): Evolution des vertébrés de leur origine à l'homme. Paris: Masson.
- VERSLUYS, J. (1912): Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden. Zool. Jb. Suppl. 15, 545–716.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. Dr. h. c. DIETRICH STARCK, Balduinstr. 88, D-6000 Frankfurt 70;  
 Prof. Dr. HANS FRICK, Anatomische Anstalt, Pettenkoferstr. 11, D-8000 München 2